Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes, illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre

par

M. B. BOUCHÉ

I. — Situation spatio-fonctionnelle de la vie endogée dans les écosystèmes terrestres

Il y a lieu, préalablement à une étude du cas des oligochètes, de rappeler et de préciser certains aspects de la vie endogée. Les concepts écologiques ayant trait au fonctionnement des écosystèmes sont le plus souvent élaborés à partir d'études en hydrobiologie ou sur des êtres vivants épigés. Notre propre situation dans la biosphère, renforçant ce biais intellectuel, nous pousse à considérer les phénomènes vitaux du sol comme étant de moindre importance. En fait, la vie a, dans ses grandes lignes, quelques fonctions physiologiques essentielles qui ne peuvent s'épanouir que dans des espaces limités du globe terrestre. Elle subit de la part du milieu physique des limitations qui l'obligent à se spécialiser fonctionnellement dans l'espace.

Il ressort du tableau I que, sauf en des conditions climatiques exceptionnelles (tropicales), la vie ne trouve des conditions de maintien, ni totalement dans le sol, ni totalement dans l'atmosphère. Elle apparaît essentiellement comme adaptée à l'interface atmosphère/substrat édaphique. Les êtres vivants occupent l'espace aérien et colonisent la croûte terrestre dans une fraction particulière (le sol), avec un succès d'autant plus limité qu'ils s'éloignent de cette interface. Nous remarquons également qu'une spécialisation fonctionnelle tend à s'instaurer dans les écosystèmes terrestres. Définissons d'abord les producteurs comme étant les êtres vivants ayant une énergie biochimique incidente à leur métabolisme plus faible que celle qu'ils rejettent dans le milieu, et les consommateurs comme étant les êtres vivants ayant un bilan inverse. Les premiers participent à l'anabolisme de l'écosystème, tandis que les seconds assurent son catabolisme.

Les producteurs sont obligés d'avoir des organes épigés pendant leur période d'activité afin d'assurer l'assimilation chlorophillienne (hormis le cas de certains chimiolithotrophes). Ils peuvent réduire ces organes pendant les saisons défavorables jusqu'au cas extrême des cryptophytes qui s'abritent totalement dans le sol pendant les périodes critiques. Les consommateurs, au contraire, ne sont plus absolument astreints à un développement atmosphérique et ils peuvent, même pendant leur prise de nourriture, s'abriter dans le sol. Il faut ici distinguer les saprolytiques (saprophytes et sapro-

TABLEAU I

Schématisation des propriétés physiques de la biosphère
(Avec leurs principales conséquences pour la vie)

SOL	ATMOSPHÈRE	EAU
Milieu solide : Mobilité des êtres vivants réduite	*Milieu fluide gazeux :* Bonne mobilité des êtres vivants	*Milieu fluide liquide :* Bonne mobilité des êtres vivants
Densité forte : Réception des éléments denses sur le sol	*Densité faible :* Vie aérienne, temporaire, énergétiquement coûteuse	*Densité peu différente de celle des êtres vivants :* Vie « en suspension » très développée
Influences climatiques tamponnées : Abri endogé	*Influences climatiques brutales :* Exigent dans la plupart des climats des adaptations écologiques poussées	*Influences climatiques tamponnées*
Échanges gazeux lents : Tendance asphixique marquée	*Échanges gazeux excellents*	*Échanges gazeux moyens :* Parfois tendance asphixique
Échanges liquides lents : Atmobiontes et Hydrobiontes	*Transferts liquides rapides :* Atmobiontes dominants	*Accumulations liquides :* Hydrobiontes dominants
Milieu opaque : Photosynthèse nulle ou très faible	*Rayonnements lumineux importants :* Photosynthèse épigée	*Rayonnements lumineux limités en profondeur :* Photosynthèse assez près de la surface

phages) qui tirent leur nourriture essentiellement d'organes morts ou/et de molécules organiques libres, et les biolytiques qui, à l'inverse, se nourrissent, pour le principal, d'organes vivants.

Ces deux groupes ont un comportement écologique très différent.

Le premier « attend » que le (ou les) niveau (x) trophique (s) dont il tire sa subsistance abandonne (nt) des tissus ayant cessé leur fonction.

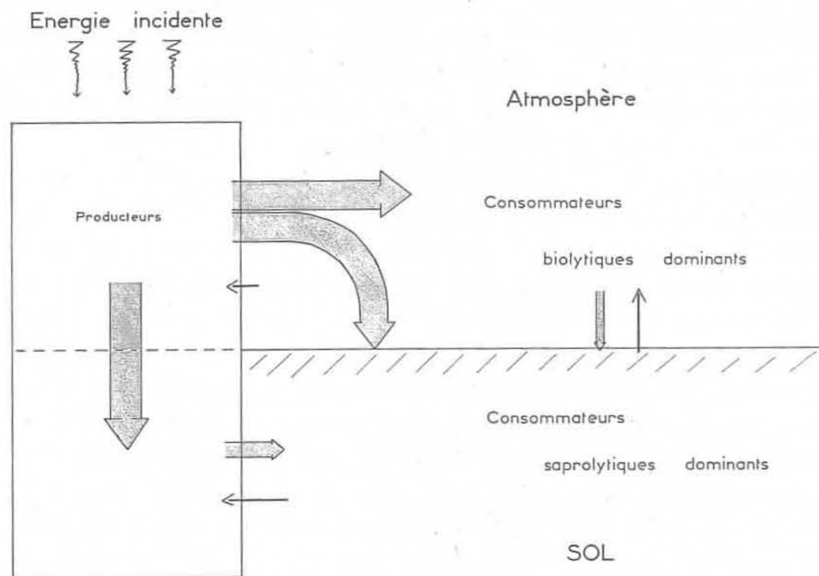


Fig. 1. — Schéma des échanges énergétiques entre producteurs et consommateurs dans un écosystème terrestre.

Il ne lèse pas les possibilités de développement des maillons de la (ou des) chaîne (s) alimentaire (s) qui aboutit (ssent) à lui.

Le deuxième (herbivores, parasites et prédateurs) constitue un facteur limitant le niveau trophique en amont et il tend à exploiter *avant les saprolytiques* les possibilités nutritionnelles du milieu. Les biolytiques doivent donc exploiter rapidement les sources alimentaires pendant les conditions favorables. Ils se sont surtout développés dans la zone atmosphérique de la biosphère atteignant souvent une grande efficacité grâce aux spécialisations permises par leur mobilité. Leur rôle, nullement négligeable, est néanmoins plus limité dans le sol du fait, semble-t-il, des résistances mécaniques du milieu. Le sol constitue souvent pour ces êtres épigés un abri

temporaire. L'homme n'échappe pas à cette tendance. Ses mœurs troglodytes, issues d'un lointain passé, persistent encore en des endroits favorables et sont assurées ailleurs par les édifices « terreux » que constituent nos logements.

Le sol, lorsque les échanges gazeux peuvent être satisfaits, est le lieu de prédilection des saprolytiques, groupe d'êtres vivants comprenant la plupart des bactéries, des champignons et de nombreux groupes d'animaux, dont les oligochètes. Il assure, en effet, une protection contre les écarts climatiques brutaux et limite l'action des prédateurs et parasites exploitant ce groupe. La relative immobilité des êtres endogés conduit souvent à une grande polyphagie ou à l'existence de formes de résistance « attendant » l'apport nutritionnel favorable (bactéries, amibes).

La dégradation de l'énergie chimique, mise à la disposition des consommateurs par les producteurs, est essentiellement assurée par les saprolytiques. Nous ne disposons, malheureusement, en l'état actuel de nos techniques et de nos travaux, que d'un nombre très limité d'estimations qui restent incomplètes (*cf.* MACFADYEN, 1963). Remarquons que certains consommateurs endogés n'ont pas que la fonction de dégradateurs, mais utilisent une part de leur énergie à des travaux mécaniques (forage de galeries) qui augmentent le volume de l'espace où la vie est susceptible de s'établir. Je développerai particulièrement ce point dans le chapitre suivant.

Les produits de dégradation sont, pour l'essentiel, libérés dans le sol, c'est-à-dire au niveau des racines. Ceux-ci sont des éléments minéraux mais aussi des molécules organiques assimilables. Des travaux, maintenant nombreux, montrent que la rhizosphère, vraisemblablement la vie endogée, et à un moindre degré la phyllosphère, agissent sur la végétation par de petites molécules assimilables. D'un point de vue purement énergétique, c'est-à-dire sans faire entrer en jeu les propriétés physiologiques particulières et souvent remarquables de ces substances, les plantes à chlorophylle se comportent en hétérotrophes en puisant une fraction énergétique, d'importance inconnue, à partir d'aliments assimilables par elles.

Je soulignerai que le tableau ainsi dressé souffre de nombreuses exceptions car je me suis attaché à montrer les concordances spatiales et fonctionnelles des éléments de la biosphère qui, dans la vie terrestre, doivent constamment s'adapter à deux milieux biologiquement incomplets : l'atmosphère et le sol. Par exemple, dans les régions équatoriales à climat régulier, l'abri du sol devient moins impératif : la vie tend à s'établir essentiellement au niveau atmosphérique. Les sols suspendus (sièges de saprolytiques) prennent un développement particulièrement important.

Il est néanmoins possible de dégager que :

1° les producteurs, fixant l'énergie au niveau atmosphérique, introduisent en partie celle-ci dans le sol en développant leur système endogé (racines, réserves diverses, etc.);

2° les consommateurs saprolytiques ont surtout une vie endogée, utilisant le sol comme milieu normal;

3° les consommateurs biolytiques s'épanouissent au-dessus du sol, s'y abritant éventuellement lorsque les conditions atmosphériques deviennent défavorables.

II. — Fonctions essentielles des oligochètes terricoles dans les écosystèmes

A partir des notions sommairement développées au premier chapitre, envisageons à présent la position des oligochètes des terres émergées. Ils appartiennent essentiellement, sous nos climats, à deux familles principales ayant un rôle assez différent : les *Enchytraeidae* et les *Lumbricidae*; il existe bien d'autres coupures taxonomiques, mais celles-ci peuvent, par leurs traits essentiels, être assimilées à l'un ou l'autre groupe.

Les *Enchytraeidae*, qui appartiennent à la mésofaune, sont particulièrement bien adaptés dans les sols frais et organiques. Par de nombreux caractères ils rappellent les limicoles; ils possèdent d'ailleurs de nombreux représentants marins et dulçaquicoles; ils font partie des hydrobiontes endogés. Je serai bref sur le rôle de cette famille qui semble surtout important dans le catabolisme des écosystèmes. En effet, son métabolisme respiratoire est élevé, variant, par exemple, suivant les tailles, de 193,8 à 564,3 mm^3 O_2/g/h à la température écologiquement normale de 8,4°C pour *Cognettia cognetti* (Issel) (O'CONNOR, 1963). Cette activité métabolique est particulièrement importante dans les sols acides à mor, où ces animaux sont souvent nombreux et prennent une large part dans les processus de dégradation libérateurs des éléments biogéochimiques indispensables aux plantes. Ils ont vraisemblablement une fonction plus complexe, notamment sur le plan pédogénétique, mais nous manquons de données écologiques précises sur ces aspects.

Les *Lumbricidae*, auxquels peuvent être associés les *Hormogastridae* importants dans le midi de la France, ont un rôle général beaucoup mieux connu quoique nous souffrions d'un manque d'informations quantita-

tives établies à partir de techniques écologiquement sérieuses. Il est en effet difficile, malgré les multiples travaux dont ils ont fait l'objet, de tracer un bilan, et ceci pour une raison élémentaire : la compréhension de leur activité est d'une importance telle, porte sur des conséquences si variées, a des aspects si multiples, qu'elle pose invariablement l'étude synthétique et globale de l'écosystème. Ce type de recherches, permettant seul d'apporter simultanément les données nécessaires, a été longtemps matériellement impossible; les techniques avancées d'aujourd'hui nous permettent de penser que des problèmes fondamentaux de cette nature sont méthodologiquement abordables. Il reste à développer la question à partir d'une analyse intellectuelle sérieuse, nécessairement longue et laborieuse. En attendant, je pourrais me référer à une littérature scientifique fournie qui a ouvert la voie dans de nombreuses directions : pédologique, agro-économique, écologique, énergétique, etc., mais la plupart de ces travaux, pour remarquables qu'ils soient, sont difficilement transposables dans le contexte naturel ou se réfèrent à des cas particuliers dont il est difficile de connaître la valeur générale; une bonne étude en est donnée *in* Bachelier, 1963. C'est pourquoi je préfère aujourd'hui développer mon argumentation à partir d'une analyse plus élémentaire et plus globale; on peut comprendre le rôle nettement déterminant des oligochètes en les replaçant dans le contexte fonctionnel de l'écosystème que j'ai développé plus haut.

Les *Lumbricidae* et familles voisines représentent une biomasse extrêmement importante que l'on peut estimer, par défaut, à travers nos méthodes, comme étant de l'ordre de 0,5 à 2 t/ha (poids frais). J'ai traité de ce sujet technique récemment (Bouché, 1969). Ils occupent une très grande gamme de types de sols sous l'ensemble des climats français. Ils restent nombreux dans des terrains que nous considérons comme pauvres, tels les sols squelettiques des pelouses à *Brachypodium ramosum* (R. et S.) des zones karstiques montpelliérennes, ou encore les causses désolées du Larzac. Ils occupent les sols dans la zone comprise entre les neiges éternelles et le bord de la mer; il y a même, en Méditerranée, une espèce vivant dans le sable des plages : *Pontodrilus litoralis* (Grube). Grâce à ces multiples formes, cette faune s'adapte aussi bien aux sols argileux qu'aux sols sableux, aux sols noyés ou ripicoles qu'aux sols considérés comme très secs.

Il faut souligner que, du fait même de leur situation centrale dans l'écosystème et de leur spécialisation fonctionnelle spécifique, ils sont très sensibles aux bouleversements, plus ou moins heureux, que l'homme impose à la nature. Leur population décroît, au point de s'annuler, dans certains sols labourés ou diverses plantations artificielles de résineux.

Ils ont une importance secondaire dans les sols très acides. Les vers de terre constituent très vraisemblablement, sous nos climats tempérés, la première biomasse animale des terres émergées.

1. **Rôle dans l'extension de l'interpénétration sol-atmosphère**

Nous avons vu précédemment l'importance qu'il faut attribuer à l'interface substrat édaphique/atmosphère. Les vers de terre, en creusant de multiples galeries et en brassant le sol, augmentent les contacts substrat/air. En effectuant ce travail, ils permettent à de nombreuses formes de vie de se développer à l'abri des à-coups climatiques et de bénéficier des conditions « atmosphériques » favorables.

a. Accélération des échanges de fluides

Observons le pourtour d'une galerie de vers de terre dans un terrain compact à tendance asphyxique; un manchon rouille de sels oxydés ferriques, tranchant avec les sols verdâtres à fer ferreux avoisinants, concrétise l'amélioration des échanges gazeux résultant du travail des *Lumbricidae*. Les organes et êtres vivants du sol (racines, microflore, micro et mésofaune, etc.) sont, en partie, dépendants de cette aération.

J'ai pu faire couler 100 l d'eau, à débit constant, dans une seule ouverture de terrier géant d'*Eophila occidentalis chicharia*, Bouché. La constance du débit atteste que ces galeries intercommuniquent avec les voisines et constituent un véritable réseau de drainage, très précieux dans les sols arrosés de la région du pays basque où vit cette espèce. Dans certains sols, ce rôle assainissant est illustré par les concrétions de carbonate de calcium qui se déposent en manchons ou en nodules dans les galeries de vers de terre.

Nous avons peu de chiffres concernant le réseau de voies développé par les oligochètes terricoles. Il est en effet difficile d'établir un tel bilan, les terriers étant de durée et d'importance très diverses. Leur diamètre varie de quelques dizaines de millimètres à environ 1 cm et peut encore doubler pour les formes géantes du midi de la France. Certains vers de terre forent peu ou pas de galeries. Pour donner un ordre de grandeur et fixer les idées, on peut admettre qu'il existe, dans une pâture, une moyenne de 800 terriers/m^2; si on les considère comme verticaux, comme ayant une profondeur moyenne de 20 cm et un diamètre moyen de 3 mm, nous obtenons une surface de parois de galeries de 3 m^2 pour chaque mètre carré de surface de sol... et il ne s'agit là que d'un aspect de l'extension des surfaces de contact atmosphère/sol entraînée par ces animaux.

b. Installation de la vie dans les galeries

Il est aisé, au printemps, d'observer les très importants chevelus racinaires qui se développent, en manchons cylindriques, à l'intérieur des terriers, permettant ainsi aux vers de terre de continuer leur activité en présence de l'organe végétal commensal. Il est de même possible de voir directement de nombreuses espèces animales en commensaux plus ou moins temporaires, tels les collemboles qui pullulent parfois de façon spectaculaire dans les galeries, tels des *Lumbricidae* ayant de faibles aptitudes au fouissage [*Lumbricus castaneus* (Sav.), *Dendrobaena mammalis* (Sav.)]. Quoique la densité des terriers soit généralement élevée en surface, ils atteignent fréquemment plusieurs mètres en profondeur; le maximum que j'ai pu observer dans un front de carrière en paysage karstique méditerranéen étant de 5,20 m pour *Eophila* groupe « *gigas* » (Dugès). La distribution des galeries est d'ailleurs fortement affectée par le type de sol, le niveau phréatique, les espèces animales en présence, etc.

c. Les rejets

Si, comme nous venons de le voir, les vers de terre font pénétrer l'atmosphère dans le sol, inversement, ils tendent à faire remonter les couches profondes du substrat édaphique au niveau de l'atmosphère. Ils couvrent, à certains moments de l'année, le sol de turricules qui représentent des valeurs très variables suivant les espèces de vers de terre et les sols. Bachelier (1963) a donné une excellente compilation des données numériques obtenues par divers auteurs. Ces valeurs varient normalement entre 100 et 1000 kg de terre/are/an. Darwin (1881) a montré, par ailleurs, de nombreuses conséquences de cette activité : enfouissement des pierres, bien connu aujourd'hui des archéologues, aplanissement du microrelief, etc.

Il y a lieu de souligner que le rôle aérateur des vers de terre ne se limite pas à ces seules galeries et rejets. Cette fonction est également assurée par le développement de structures grumeleuses, en dentelle, etc. qui résulte d'actions multiples; bactéries, actinomycètes, vers de terre y concourent notamment. La durée de ces lacunes atmosphériques dépend de la stabilité structurale du sol, elle-même dépendant de nombreux facteurs dont il ne m'est pas possible de faire l'analyse ici, mais dans laquelle intervient très largement l'action des êtres vivants sur la matière organique, principale responsable de cette stabilité (*voir* Monnier, 1965).

d. Régulation de la porosité

Remarquons que ce processus d'aération subit une véritable régulation de la part des vers de terre. En effet, ces animaux pénètrent dans le sol selon trois mécanismes qu'ils combinent de façon variable, suivant leur état physiologique, l'état du sol et l'espèce considérée. Ces trois mécanismes sont : l'utilisation de voies préexistantes, la géophagie, la compaction latérale. Ce dernier mode conduit le vers à introduire sa partie antérieure effilée dans une infractuosité, puis à la dilater en repoussant latéralement et parfois frontalement le substrat; une voie suffisante pour son passage est ainsi créée peu à peu. Ceci n'est possible que si le sol bénéficie déjà d'une bonne porosité permettant le tassement conséquent de ce mode de cheminement.

Les vers de terre augmentent, jusqu'à un certain point, la porosité par géophagie en déplaçant le sol des horizons trop compacts, mais ne poursuivent pas ce travail lorsqu'une certaine porosité est atteinte. Nous avons ainsi une aération ménagée limitant les oxydations qui entraîneraient un abaissement du taux de matière organique défavorable quant aux propriétés physiques du sol (humification, stabilité structurale) et aux nécessités biologiques (volant énergétique et biogéochimique des réserves organiques endogées). Ces divers mécanismes s'observent directement dans les conditions naturelles et expliquent les contradictions que l'on relève dans la littérature scientifique sur ce sujet. Les résultats dépendent essentiellement des dispositifs expérimentaux adoptés et des animaux utilisés. Selon les groupes écologiques auxquels appartiennent les espèces, les modes d'actions mécaniques sur le milieu sont en effet fort différents. La régulation, à laquelle je fais allusion, n'est observable que dans la nature où de nombreuses espèces sont en présence. Le phénomène de gléyification attribué à l'activité des vers de terre, à partir de bases « expérimentales », résulte plus simplement de déséquilibres hydrique, thermique, faunique, floristique et nutritionnel des milieux d'élevages.

2. L'introduction de l'énergie biochimique dans le sol par les vers de terre

Les vers de terre sont, pour l'essentiel, saprophages et puisent le plus souvent leur nourriture à la surface du sol. Certains d'entre eux vivent sous les écorces de troncs morts, dans les bois pourris, sous la litière et ont ainsi un rôle proprement endogé restreint. Ils ont surtout une fonction importante dans l'évolution de la matière organique et les processus d'humification : ce sont les formateurs d'humus de Franz (1950). Il existe des

formes plus proprement endogées qui se nourrissent en surface et font pénétrer dans le sol la matière organique, soit avant la consommation [cas de *Lumbricus herculeus* (Sav.)], soit après l'ingestion par leurs excréments endogés et leurs excrétions.

L'étude du contenu du tube digestif d'animaux se nourrissant de litière coriace, ou peu décomposée, montre que, en fin de transit intestinal, de nombreux débris végétaux possèdent encore une bonne structure. Certaines propriétés de palatabilité des aliments sont nécessaires pour qu'ils soient ingérés par les vers (SATCHELL et LOWE, 1967); l'action des microrganismes peut donner naissance à des substances attractives. Nous assistons donc à l'existence d'un cycle comportant des actions microbiennes, mécaniques et enzymatiques fauniques, cycle que la matière organique peut emprunter plusieurs fois avant d'être totalement décomposée.

Dans les sols subissant en surface une saison sèche, l'enfouissement des débris végétaux est très important car il permet le développement des microrganismes endogés à l'abri des rigueurs du climat. Ce processus favorise les phénomènes d'humification-décomposition. Certaines espèces (les anéciques : *voir* chapitre suivant) sont spécialisées dans ce rôle d'introducteur d'énergie, tel *Eophila gigas* (Dugès), *Allolobophora terrestris* (Sav.).

Il existe enfin des vers qui semblent se nourrir surtout de racines en décomposition et de matière organique déjà plus ou moins incorporées au substrat édaphique.

Ces deux dernières catégories jouent donc un rôle important dans le brassage matière organique-sol, générateur de processus microbiologiques complexes tendant à assurer la stabilité structurale. Cette stabilité est propre à maintenir l'espace vacuolaire du sol.

Les terriers de ces animaux peuvent être la voie d'une « pénétration passive » de matières énergétiques. J'ai pu observer récemment, dans la Bresse, l'écoulement par gravité, sous l'effet de la pluie, d'excréments de vaches dans les grosses galeries des vers *Allolobophora nocturna*, Evans, et *Lumbricus herculeus* (Sav.).

Les Lombriciens enfouissent également la matière organique, en recouvrant la litière et les horizons supérieurs du sol, sous les rejets originaires des couches profondes. Le phénomène est particulièrement visible à l'automne lorsque les animaux, sortant de leur quiescence estivale, rétablissent leur réseau de galeries. Ils tendent ainsi à renouveler constamment les horizons superficiels. Il est classique d'opposer les mulls forestiers à riche population lombricienne et à litière très labile, aux mors ayant une forte accumulation organique superficielle et une faune presque totalement

privée de *Lumbricidae.* Il faut enfin signaler que l'énergie biochimique est introduite dans le sol par la biomasse des vers qui constitue une source nutritionnelle pour de nombreux êtres vivants du sol, qu'ils soient biolytiques (taupes) ou saprolytiques.

En résumé, l'énergie chimique acquise par l'écosystème, essentiellement dans sa partie épigée, pénètre dans le sol par les racines, par percolation, mais aussi grâce aux vers de terre selon les mécanismes suivants : entraînement d'aliments, production d'excrétions et fèces, enfouissement sous les rejets de surface, biomasse lombricienne exploitée par les maillons alimentaires suivants et pénétration par gravité dans les galeries.

III. — Spécialisation spatio-fonctionnelle et adaptations morphologiques des vers de terre

Considérons maintenant comment les vers de terre se sont différenciés à l'intérieur du cadre tracé au chapitre précédent.

Les oligochètes terricoles présentent des caractéristiques morphologiques et physiologiques qui leur assignent leur position dans divers écosystèmes. On admet qu'ils tirent leur origine de formes marines, puis dulçaquicoles, leur adaptation à la vie terrestre constituant l'ultime étape. En accord avec la théorie développée par GHILAROV (1956), les formes les plus évoluées se sont adaptées, non seulement à la vie dans le sol, mais aussi à la vie épigée. Comme ces animaux ont conservé des mœurs essentiellement saprolytiques et des téguments mous peu protégés contre la dessiccation, cette adaptation à la vie au-dessus du sol reste limitée.

Je vais esquisser une classification écologique des oligochètes opisthopores terrestres montrant l'adaptation de ces animaux à différents milieux, tant du point de vue de la stratification, que du point de vue de l'humidité du sol; cette adaptation a entraîné la sélection de caractères morphologiques spécifiques. Comme la nature offre une gamme de milieux ne présentant pas de discontinuité brutale, de nombreuses espèces occupent souvent une position intermédiaire vis-à-vis des groupes écologiques définis ci-dessous. Par ailleurs, pour une même espèce, il est possible d'observer des formes d'adaptation qui se spécialisent dans des milieux différents.

1. Les formes des sols d'humidité moyenne

a. LES ÉPIGÉS

Ce sont des vers de terre vivant en grande partie au-dessus du niveau compact du sol. Ils sont fondamentalement adaptés à la litière forestière et présentent une coloration rouge. Le sol ne constitue qu'un abri tempo-

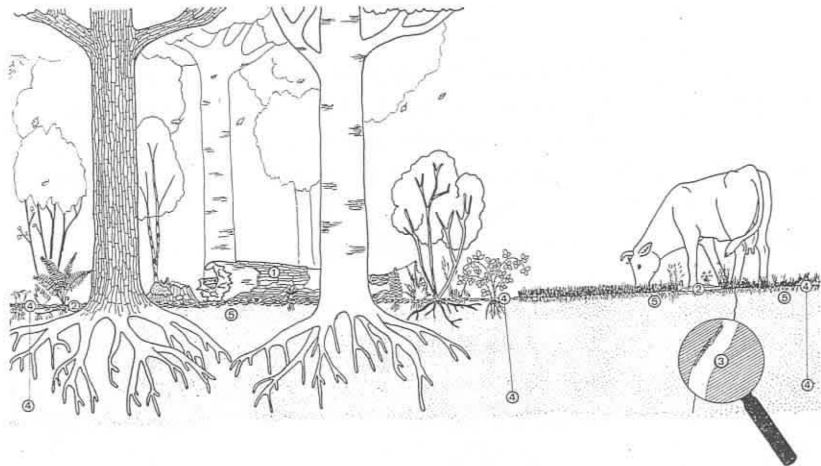


Fig. 2. — Distribution spatio-fonctionnelle des vers de terre en forêt et prairie.
1 : corticoles; 2 : straminicoles; 3 : pholéophiles;
4 : anéciques; 5 : épiendogés.
(Dessin M. BEUGNOT.)

raire. Leur rôle fouisseur est nul ou médiocre, comme l'atteste l'absence ou la faiblesse de la musculature dissépimentaire. Ils ont généralement une structure musculaire particulière : le type penné (*cf.* PEREL et SEMENOVA, 1968). Ils sont très mobiles, ce qui leur permet d'échapper partiellement à l'intense prédatisme dont ils souffrent. L'activité respiratoire des petites formes est élevée (BYSOVA, 1965).

On peut distinguer trois groupes écologiques.

Les corticoles, qui vivent sous les écorces de troncs morts, sont bien illustrés en France par les animaux du genre *Eisenia* [*E. fetida* (Sav.), *E. eiseni* (Lev.), *E. submontana* (Vejd.)].

Les straminicoles vivent, pour l'essentiel, dans la litière tels les *Lumbricus* à « pores mâles obsolètes » [*L. rubellus*, Hoffm., *L. improvisus*, Zicsi, *L. castaneus* (Sav.)].

Les pholéophiles vivent dans les fissures et surtout en commensaux d'autres animaux fouisseurs, tel *Dendrobaena mammalis* (Sav.) rencontré couramment dans les galeries de gros vers de terre, mais aussi dans les galeries d'*Hydraecia petasites*, Dubl. (*Lepidoptera, Noctuidae*) (Communication de M. le Professeur H. de BALZAC).

b. LES ANÉCIQUES

Les anéciques sont des animaux fouissant parfois très profondément mais venant prendre leur nourriture, pour l'essentiel, à la surface du sol. Ils sont pigmentés de bruns ou de gris, surtout dans leur partie antéro-dorsale. Les *Lumbricidae* de ce groupe ont généralement une queue susceptible de s'élargir en fer de lance. Ils se nourrissent à la surface pendant la nuit, en laissant leur partie caudale lancéolée agrippée à l'orifice du terrier.

c. LES ENDOGÉS

La distribution spatiale des vers de terre proprement endogés est beaucoup plus imprécise en raison de nos difficultés d'observation. Ce sont généralement de bons fouisseurs possédant une forte musculature dissépimentaire. Il est néanmoins possible de distinguer deux groupes :

Les épiendogés, vivant dans l'horizon A du sol au niveau biologiquement le plus actif, constituent le premier groupe. Leur régime alimentaire est très diversifié mais mal connu. On peut néanmoins reconnaître des géophages comme *Octolasium cyaneum* (Sav.), *O. ligrum*, Bouché, et des rhizophages comme certaines espèces du groupe « *pyrenaica* ». Une stratification de détails s'observe souvent entre les espèces épiendogées, mais son interprétation est délicate.

Les hypoendogés, deuxième groupe, vivent profondément, sous l'horizon A, dans un sol pauvre en éléments énergétiques. Leur géophagie les conduit donc à consommer de très gros volumes de sol afin d'assurer leur subsistance; ceci leur confère une morphologie remarquable due aux parois très minces, sauf au niveau buccal où la musculature est bien développée. Ils ont l'aspect d'un tube fragile, rempli de terre. Cette structure permet une importante surface pour les échanges intestinaux et oblige ces animaux à se développer dans les sols où ils sont suffisamment à l'abri des agressions et de la dessiccation, c'est-à-dire dans les molasses argileuses. De bons exemples sont constitués par quelques espèces des groupes « *pyrenaica* » et surtout *Vignysa popi*, Bouché.

2. Les hygrophiles, formes des milieux humides

Il est possible de retrouver, avec des adaptations physiologiques particulières, la plupart des groupes écologiques décrits ci-dessus, dans les milieux très humides. Les straminicoles sont représentés au bord de l'eau notamment par *Eiseniella tetraedra* (Sav.), les anéciques par certains *Eophila savignyi* (G. et H.) (*cf.* BOUCHÉ, *in litt.*), les épiendogés par *Octolasium gracile*, Oerley. Les putricoles adaptés au milieu asphixique, humique, correspondent par bien des traits aux hypoendogés; ils diffèrent néanmoins par leur aspect grêle (*Haplotaxidae*, *Sparganophilidae*, *Helodrilus*).

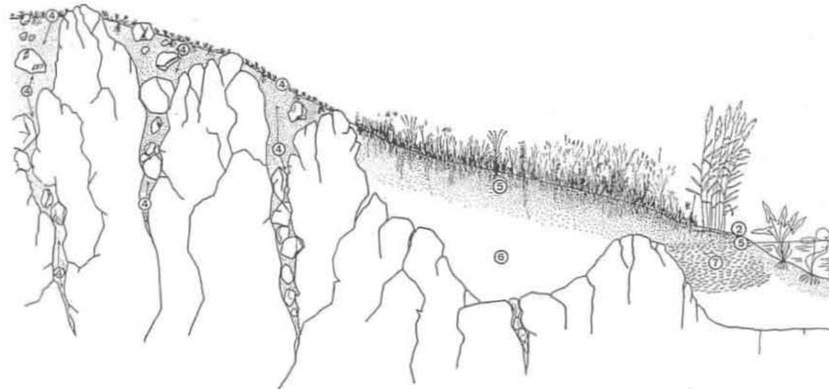


Fig. 3. — Distribution spatio-fonctionnelle
des vers de terre en karst et bas-fond méditerranéens.
2 : straminicoles hygrophiles; 4 : anéciques géants; 5 : épiendogés;
6 : hypoendogés; 7 : Putricoles.
(Dessin M. BEUGNOT.)

De nombreuses formes pigmentées de gris noirâtre deviennent vertes à proximité de l'eau. Il en est ainsi de plusieurs taxons du groupe *caliginosa-terrestris* en France et de nombreuses formes d'Europe centrale. Le cas d'*Allolobophora chlorotica* (Sav.) paraît plus complexe. Cette espèce possède deux variétés écologiques : les animaux verts, hygrophiles, vivent près de la surface ou sur la surface du sol, tandis que les individus clairs sont des épiendogés des terrains plus secs.

Je signalerai, pour finir, les cas de respirations caudales. Des formes amphibies, vivant dans les sols asphixiques, adaptent leur respiration

cutanée en sortant leur queue dans l'eau recouvrant le sol; différentes modalités de ce phénomène existent et ont été discutées par ailleurs (BOUCHÉ, *in litt.*).

3. Les cas particuliers

a. LES FORMES GÉANTES MÉDITERRANÉENNES

Le climat méditerranéen tend à favoriser l'existence des anéciques géants qui se différencient à partir de souches variées, tels les *Microchaetidae* d'Afrique du Sud (LJUNGSTRÖM et REINECKE, 1962), les *Lumbricidae* comme *Eophila gigas*, *E. dugesi* (Rosa), *E. occidentalis*, Michaelsen, et les *Hormogastridae* comme *Hormogaster praetiosa nigra*, Bouché. Il semble que ce gigantisme favorise la résistance à la période de sécheresse, ces animaux étant de grands fouisseurs cherchant très profondément l'humidité dont ils ont besoin.

b. L'ADAPTATION À LA VIE EN PRAIRIE

En France, la plupart des prairies ont été obtenues par défrichement d'anciennes forêts climax. Selon que cette « ambiance forestière » a été plus ou moins totalement détruite, il y a élimination des composants fauniques : les corticoles disparaissent totalement, les straminicoles très souvent, mais certains d'entre eux parviennent à se maintenir à proximité des haies. Les formes straminicoles-anéciques, comme *Lumbricus herculeus* (Sav.) subsistent le plus généralement au voisinage immédiat des déjections de gros mammifères. Certains straminivores deviennent partiellement pholéophiles, comme *L. castaneus* qui est une espèce très importante dans les prairies françaises où il pullule près et dans les déjections des grands herbivores; cette espèce se déplace et se maintient dans la base de touffes de graminées, au-dessus du sol lorsque les conditions climatiques le permettent. L'équivalent écologique de la litière forestière est représenté, en prairie, par les déjections, mais aussi, à un bien moindre degré, par les débris végétaux qui jonchent le sol.

c. LES FORMES ANTHROPOPHILES

Non seulement l'homme, en remodelant le paysage, a profondément modifié l'étendue des forêts, mais il a aussi créé quelques milieux paranaturels qui ont été favorables à certaines espèces « préadaptées ». Je ne

citerai que les tas de compost ou de fumier qui ont grandement favorisé l'espèce *Eisenia fetida*, primitivement corticole, et plus rarement *Dendrobaena rubida* (Sav.), forme straminicole-corticole assez hygrophile.

d. LES SOLS SUSPENDUS ÉQUATORIAUX

Dans les climats équatoriaux, des vers de terre sont susceptibles de coloniser les sols suspendus et constituent un groupe d'épiphytes dont les caractères morphologiques propres ne me sont pas connus.

4. **L'importance de la pigmentation**

La pigmentation est un caractère, souvent négligé, qui nous renseigne d'excellente façon sur le comportement écologique des espèces.

Les formes rouges sont toutes, primitivement, épigées. Certaines, comme *Lumbricus herculeus* et *L. friendi*, Cogn., sont également anéciques; en général, ces grosses espèces rouges vivent sur le sol, dessous ou dans la litière lorsque celle-ci est épaisse et que les conditions écologiques sont favorables; ces animaux deviennent endogés avec la raréfaction de la litière. Les petites formes, corticoles ou/et straminicoles, deviennent fréquemment pholéophiles pendant les périodes défavorables. Il est remarquable de constater que les pigments rouges se maintiennent seulement sur les formes effectivement épigées. PEREL (1966) a signalé qu'à l'intérieur de *D. schmidti*, Mich., la rubification des formes de surfaces s'oppose à l'albinisme des variantes endogées. Il semble que la constance de ce caractère écologique trouve son origine dans les avantages qu'il confère pour la protection contre les radiations lumineuses et pour le mimétisme relatif de ces formes avec la litière.

La mélanisation des anéciques constitue également un excellent renseignement sur le mode de vie des animaux. Il est possible, par dissection, de contrôler la consommation de litière des formes endogées grises ou brunes, en étudiant le contenu du tube digestif. Nous observons ce caractère tant à l'intérieur qu'à l'extérieur des « espèces » conventionnelles. Ainsi, les différentes populations du groupe polytypique « *caliginosa-terrestris* », présentent divers degrés de coloration en rapport avec leur mode de vie. De même, on retrouve une variabilité similaire entre populations : chez les *Hormogaster* (*cf.* BOUCHÉ, 1970) ou chez différents *Eophila*. La mélanisation, qui pourrait être une adaptation à la lumière faible, conférerait un avantage sélectif en augmentant la discrétion de l'activité nocturne de surface.

La viridisation est un caractère propre des formes hygrophiles quoiqu'elle ne soit pas constante. Comme indiqué ci-dessus, je l'ai observée dans plusieurs types du groupe « *caliginosa-terrestris* » mais aussi chez les populations ripicoles de *Pheretima diffringens* (Baird, 1869) (Sims det.) du Roussillon et de la Corse. J'ai pu également noter ce caractère en Slovaquie sur *A. carpathica*, Cogn., en Hongrie à Balatonboglar sur *A. dubiosa*, Oerley, et en Roumanie sur *Criodrilus lacuum*, Hoffm. Le professeur V. Pop m'a signalé que, dans ce dernier pays, il y a bien viridisation des populations hygrophiles de *A. dubiosa* et *A. smaragdina*, Rosa, et que par contre *A. carpathica* qui vit dans les sols « normaux » ne présente pas de coloration verte. Il est assez difficile d'expliquer les facteurs qui pourraient jouer en faveur de la sélection de la pigmentation verte. Peut-être les populations des prairies naturelles ripicoles possèdent un avantage comme tend à le montrer, pour les prairies britanniques, le travail de Satchell (1967). Il est difficile de généraliser ce raisonnement aux populations hygrophiles forestières qui sont parfois vertes.

IV. — Origines de la spécialisation

Nous avons vu, dans les chapitres précédents, l'ensemble du fonctionnement de l'écosystème, le rôle rempli par les vers de terre, enfin la distribution des espèces et leurs adaptations à l'intérieur de différents milieux. Cette faune présente de nombreuses formes écologiques et l'on peut en s'interrogeant sur l'origine de cette richesse en tirer quelques remarques, tant pratiques que théoriques.

Au moment où j'écris ces lignes, je n'ai pas totalement achevé l'analyse des collectes que j'ai conduites sur l'ensemble du territoire français. Cette analyse montre, dès à présent, une richesse faunistique remarquable. Il y a plus de 100 espèces françaises d'oligochètes opisthopores appartenant à sept familles, *Haplotaxidae*, *Sparganophilidae*, *Ailoscolecidae*, *Hormogastridae*, *Lumbricidae*, *Diporodrilidae*, *Megascolecidae*. Ces espèces se renouvellent constamment, non seulement en vertu de facteurs écologiques mais aussi en raison de leur histoire, certaines contrées ayant subi des aléas qui ont fortement marqué les peuplements. L'un d'entre eux, les glaciations du quaternaire, a laissé de fortes traces : les espèces du nord de la France, peu nombreuses, ont, en général, de vastes aires de distribution. A l'opposé, la zone méditerranéenne, les Pyrénées et le sud du Massif Central contiennent un grand nombre d'espèces qui ont une endémi-

cité marquée. On assiste alors à une spécialisation des formes, chaque peuplement étant composé de populations tendant à exploiter toutes les possibilités offertes aux vers de terre dans un milieu donné. En effet, ces animaux sont assez peu mobiles, surtout les formes endogées, et les populations évoluent « sur place » en donnant de multiples races et variétés locales étroitement adaptées. On retrouve chez ces animaux une très grande analogie biologique avec d'autres êtres relativement fixes, les plantes angiospermes. Il semble que vers de terre et végétaux pratiquement fixés dans un biotope, étroitement liés au substrat édaphique, ont acquis des propriétés biologiques comparables. Citons notamment la grande richesse des modes de reproduction : la parthénogénèse, la polyploïdie, l'hermaphrodisme, etc.

Par ailleurs, si nous considérons les relations fonctionnelles plantes-vers de terre, développées au deuxième chapitre, nous constatons que les processus d'amélioration des échanges de fluides et de matières, de l'humification, de la libération des éléments nutritifs, favorisent grandement les plantes angiospermes. Ce travail s'effectue au prix d'un prélèvement énergétique relativement modeste comme l'atteste la respiration de l'ordre de 50 à 100 mm^3 $O_2/g/h$ que l'on constate, à 10°C, pour les *Lumbricidae* endogés dans les conditions particulières de l'appareil de Warburg (pour plus de détails, *voir* LAVERACK, 1963; BYZOVA, 1965 et 1966). Il y a là une grande efficacité biologique qui suggère que non seulement les oligochètes se sont adaptés aux écosystèmes à angiospermes, mais que les angiospermes eux-mêmes ont évolués sous l'influence, entre autres, du facteur « vers de terre ».

On peut alors émettre l'hypothèse écologique suivante : l'origine des vers de terre, sur les terres émergées, est ancienne; leur différenciation coïnciderait avec celle des principaux biomes à angiospermes.

Cette hypothèse rejoint celle de WILCKE (1955) qui aboutit à une estimation similaire à partir de considérations pédologiques. Comme le fait remarquer AVEL (1959), cet ordre de grandeur tend à être confirmé par les estimations obtenues d'études biogéographiques (notamment OMODEO, 1955).

Nous constatons donc que quatre approches distinctes du problème par la biologie générale, l'écologie fonctionnelle, la pédologie et la chorologie, convergent quant à leur conclusion : angiospermes et vers de terre sont étroitement liés tant sur le plan historique qu'à l'intérieur des écosystèmes; ces deux groupes dominants des terres émergées, l'un dans le monde végétal, l'autre dans le monde animal, se sont étroitement coadaptés au cours de leurs évolutions respectives.

V. — Conséquences pratiques

L'homme, en développant ses techniques agronomiques, a une très forte influence sur la nature. Dans un certain nombre de cas, il s'est partiellement et assez grossièrement substitué aux vers de terre, assurant par le labour et les fumures une partie des fonctions de cette faune. Cela a été anthropocentriquement un succès dans certains types de sol qui tolèrent assez bien nos interventions aratoires. D'autres milieux, plus fragiles ou asphixiques, ont été laissés aux forêts ou aux prairies permanentes qui subissent des interventions humaines plus discrètes. Cette évolution et ce choix dans le paysage se sont faits empiriquement dans une lente évolution humaine et correspondent, dans leurs grandes lignes, à ce qui est possible sans entraîner une désertification dont nous serions également les victimes. L'homme, impuissant à lutter contre beaucoup d'éléments naturels, tendait à s'adapter à son milieu, en répondant aux exigences de celui-ci. Certaines évolutions lentes furent cependant malheureuses (désertification des paysages méditerranéens) mais, dans l'ensemble, il y avait adaptation de l'agronomie à son objet.

Il en va aujourd'hui tout autrement sous l'influence des progrès très rapides des techniques issues de la physico-chimie et des exigences économiques à court terme. Des méthodes inadaptées sont mises en pratique sans que leurs conséquences soient comprises. L'absence de connaissances et la faiblesse des recherches portant sur la nature elle-même créent un déséquilibre croissant qui conduit à la mise en route d'interventions plus ou moins catastrophiques. Loin de la lente évolution qui permettrait à l'homme par un empirisme constamment corrigé de s'inscrire dans la nature, en l'absence d'éléments de connaissances écologiques ou d'études suffisamment approfondies qui permettraient sciemment de juger, déraciné et ignorant de son propre milieu et de ses propres besoins, l'homme moderne donne libre cours à l'utilisation aberrante des moyens que le progrès technique met à sa disposition.

Ainsi, l'étroit équilibre écologique que nous avons décrit entre les angiospermes et les oligochètes a été à peu près totalement ignoré de l'agronomie moderne. Le travail discret de ces animaux a pu effectivement longtemps passer inaperçu, tant que nous ne les détruisions pas par des pesticides, que nous ne les affamions pas par des herbicides, que nous ne les déchiquetions pas avec des « rotavators », etc.

Dans la mutation que connaît notre agriculture, nous essayons de convertir des surfaces prairiales permanentes en prairies temporaires, nous implantons des essences forestières, là où la nature les avait éliminées, etc. Une telle modification du paysage doit, si elle veut réussir, s'appuyer sur des connaissances sérieuses qui, actuellement, nous font généralement défaut. La position des êtres vivants dans la nature n'étant pas le fait du hasard, mais bien celui d'une sélection ayant établi des rapports multiples et précis, il n'est pas possible, au-delà de certaines limites, de modifier les espaces ruraux. Ainsi, l'écologiste peut et doit apporter ses connaissances ou s'efforcer d'acquérir celles qui lui font défaut, tant à l'élaboration de l'aménagement du territoire, qu'au développement des techniques agronomiques modernes. C'est tout l'écosystème qu'il faut considérer dans les décisions d'aménagement, dans le choix des procédés agronomiques. L'agronome a su utiliser et adapter de façon remarquable les propriétés de la nature que la science avait su analyser; la chimie, la génétique, la physiologie sont à l'origine de nombreux progrès économiques. L'usage de l'écologie, grandement limité par l'insuffisance du développement de cette science et de sa culture, devient pour l'homme moderne un impératif économique majeur.

VI. — **Bibliographie**

AVEL M. (1959). — Classe des annélides oligochètes. *In* : GRASSÉ P. P., *Précis de Zoologie*, Paris, Masson et Cie.

BACHELIER G. (1963). — *La vie animale dans les sols.* Paris, O.R.S.T.O.M.

BOUCHÉ M. B. (1970). — Remarques sur quelques *Lumbricina* de France et conséquences de la découverte des nouveaux taxons *Vignysinae* (subfam. nov.) et *Diporodrilidae* (fam. nov.). *Pedobiologia* (*in litt*).

BOUCHÉ M. B. — *In litt.* Observations sur les lombricidés, VII. Une adaptation écologique à la vie amphibie : la respiration caudale aquatique. *Rev. Écol. Biol. Sol.*

BYSOVA J. B. (1965 *a*). — Comparative rate of respiration in some earthworms (*Lumbricidæ, Oligochæta*). *Rev. Écol. Biol. Sol*, **2**, nº 2, p. 207-216.

BYSOVA J. B. (1965 *b*). — Consommation d'oxygène, en rapport avec le mode de vie et la taille du corps, illustrée par les vers de terre (*Lumbricidae, Oligochaeta*). *Zh. obsch. biol.*, **26**, nº 5, p. 555-562.

BYSOVA J. B. (1966). — On the effect of oxygen tension upon the respiration rate in earthworms (*Lumbricidae, Oligochaeta*). *Rev. Écol. Biol. Sol*, **3**, nº 2, p. 273-276.

DARWIN C. R. (1881). — *The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits.* London, John Murrey and Co., 366 pages.

FRANZ H. (1950). — *Bodenzoologie als Grundlage des Bodenpfelge.* Berlin, Akademie Verlag.

GHILAROV M. S. (1956). — Soil as the environment of the invertebrate transition from the aquatic to the terrestrial life. *C. R. du VI*e *Congrès de la Science du sol.* Paris, partie biologie du sol, p. 307-313.

LAVERACK M. S. (1963). — *The physiology of earthworms.* Oxford, Pergamon Press.

LJUNGSTRÖM P. O., REINECKE A. J. (1969). — Ecology and natural history of microchaetid earthworms of South Africa. *Pedobiologia*, **9**, n° 1/2, p. 152-157.

MACFADYEN A. (1963). — The contribution of the faune to the total soil metabolism. *In* : *Soil Organisms*, p. 3-16. Amsterdam, North-Holland Publ. Co.

O'CONNOR B. (1963). — Oxygen consumption and population metabolism of some populations of *Enchytraeidæ* from North-Wales. *In* : *Soil Organisms*, p. 32-48. Amsterdam, North-Holland Publ. Co.

OMODEO P. (1955). — Aspetti biogeografici della speciazone. *Boll. zool.*, **21**, p. 1-56.

PEREL T. S. (1966). — Les vers de terre dans les sols des forêts du Caucase du Nord-Ouest (en russe). *Rev. Acad. sci. U. R. S. S.*, p. 146-165.

PEREL T. S., SEMENOVA L. M. (1968). — Disposition des fibres musculaires chez les vers de terre, *Lumbricidae*, comme caractère systématique et phylogénétique. *Zool. Sh.*, **47**, n° 2, p. 200-211.

SATCHELL J. E., LOWE D. G. (1967 *a*). — Selection of leaf litter by *Lumbricus terrestris*. *In* : *Travaux récents de la biologie du sol.* Braunschweig, F. Vieweg u. John.

SATCHELL J. E. (1967 *b*). — Colour dimorphism in *Allolobophora chlorotica* (Sav.) (*Lumbricidae*). *J. anim. Écol.*, **36**, p. 623-630.

WILCKE D. E. (1955). — Bemerkungen zum Problem der erdzeitlichen Alters der Regenwümer. *Zool. anz.*, **154**, p. 149-156.

Institut National
de la Recherche Agronomique,
Station de Recherches
sur la Faune du Sol,
7, rue Sully,
21-Dijon